Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 513, mars-avril 1978,
Zoologie 352 : 165-175.

Organes sensoriels d'un Mysidacé souterrain anophthalme, *Antromysis juberthiei* : étude ultrastructurale des aesthetascs

par Yves Crouau *

Résumé. — *Antromysis juberthiei* Bacesco et Orghidan présente sur l'exopodite des antennules de 14 à 21 aesthetascs possédant chacun environ une trentaine de neurones bipolaires. Chaque neurone donne naissance à un long prolongement dendritique. Celui-ci présente une région à mitochondries et une région ciliaire de laquelle naissent 2 cils qui se ramifient dans la partie élargie de l'aesthetasc. Cet axe sensoriel est entouré de plusieurs enveloppes cellulaires. L'aesthetasc présente à son extrémité un pore très large obturé par une substance fibrillaire ; ses parois latérales sont très minces et perméables au violet cristal. L'ensemble de ces caractères permet de penser qu'il s'agit de chémorécepteurs.

Abstract. — *Antromysis juberthiei* Bacesco & Orghidan shows from 14 to 21 aesthetascs on the outer flagellum of the antennulae, each of which is innervated by approximatively 30 bipolar sensory neurons. Each neuron possesses a long dendrite which displays a zone with numerous mitochondria and 2 basal bodies from which two cilia arise.

Each cilium penetrates the widened part of the aesthetasc where it divides into slender branches. The sensory axe is wrapped by several cellular sheaths. A large pore containing a fibrillar plug is found at the tip of the aesthetasc ; the wall of this one is tenuous and penetrated by crystal violet. On these morphological features the aesthetascs are believed to be chemoreceptors.

Les organes sensoriels de Crustacés terrestres ou aquatiques vivant dans un milieu autre que le milieu souterrain ont fait l'objet de recherches qui nous ont renseignés d'une part sur leur organisation ultrastructurale, d'autre part sur leur nature à la suite d'études électrophysiologiques. C'est ainsi que de nombreux chémorécepteurs ont été décrits (Hodgson, 1958 ; Laverack, 1964 ; Laverack *et al.*, 1965 ; Ghiradella *et al.*, 1968*a*, *b*, 1970 ; Ong, 1969 ; Elofsson, 1971 ; Dahl, 1973*a*, *b* ; Snow, 1973 ; Shepheard, 1974 ; Andersson, 1975 ; Mead *et al.*, 1976).

En ce qui concerne les Crustacés souterrains peu de travaux ont été réalisés et très peu assignent une fonction aux organes sensoriels décrits. Chez les Décapodes Natantia l'étude de l'organe de Bellonci, de nature encore énigmatique, a été réalisée (Chaigneau *et al.*, 1975 ; Juberthie-Jupeau *et al.*, 1975), ainsi que celle des pores sensoriels (Juberthie-Jupeau *et al.*, 1976) ; la nature chémoréceptrice de ces derniers est apparue vraisemblable. Enfin des aesthetascs ont été signalés et observés en microscopie à balayage par Danielopol (1971) chez quelques Ostracodes.

En ce qui concerne les Mysidacés, chez *Antromysis juberthiei* Bacesco et Orghidan,

* *Laboratoire souterrain du Centre National de la Recherche Scientifique, 09410 Moulis.*

Juberthie-Jupeau et Crouau (1977) ont signalé la présence d'aesthetases sur les antennules, organes dont il convient de donner une description détaillée. Ce Mysidacé est dépourvu de structure oculaire ce qui accroît l'intérêt de l'étude de son équipement sensoriel.

Matériel et méthodes

Antromysis juberthiei est un Mysidacé souterrain tropical, récolté à l'île des Pins (Cuba) et décrit dans les « Résultats des expéditions biospéléologiques cubano-roumaines à Cuba. » t. II (*sous presse*). Les animaux étudiés proviennent des élevages réalisés au Laboratoire. Les antennules ont été observées in toto avec ou sans coloration au violet cristal ; la pénétration de ce colorant a été suivie en microscopie photonique. Pour la microscopie électronique les antennules ont été fixées au glutaraldéhyde à 2,9 % dans le tampon Millonig à 0,15 M et post-fixées au tétroxyde d'osmium à 2 % dans le même tampon. Après inclusion à l'Epon, les coupes ont été exécutées au microtome Reichert OMU_2, contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb et observées au microscope Sopelem sous 50 Kv.

Localisation et morphologie des aesthetascs

Les exopodites des antennes 1, constituées d'une quarantaine d'articles portent de 14 à 21 aesthetases localisés dans leur moitié basale ; ceux-ci sont implantés à raison d'un

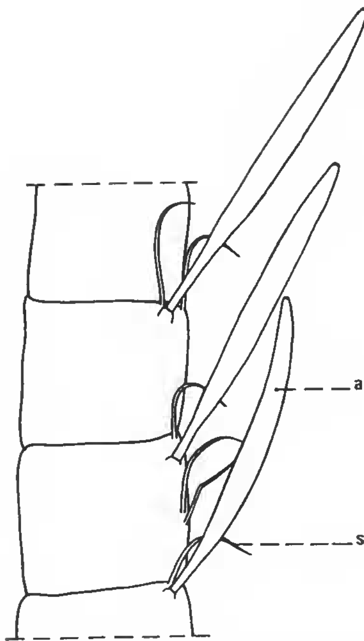


Fig. 1. — *Antromysis juberthiei* femelle. Aesthetases des 9e, 10e et 11e articles de l'exopodite de l'antenne 1 ; a, aesthetase ; s, soie.

par article du côté interne par rapport au plan médian de l'animal dans la partie subdistale de l'article (fig. 1). Chaque aesthetasc est flanqué latéralement d'une ou plusieurs soies plus petites que lui.

Les aesthetascs sont des phanères en forme de batte de 90 µm de long ; ils présentent une partie basale cylindrique et étroite de 15 µm de long environ et de 2 µm de diamètre et une partie distale élargie, subcylindrique de 5 µm environ de diamètre. Leur extrémité apicale plus ou moins déprimée, de 3 à 4 µm de diamètre, présente une frange d'une substance réfringente se colorant intensément par le violet cristal. L'aesthetasc se colore entièrement et d'une façon instantanée par le violet cristal.

ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE

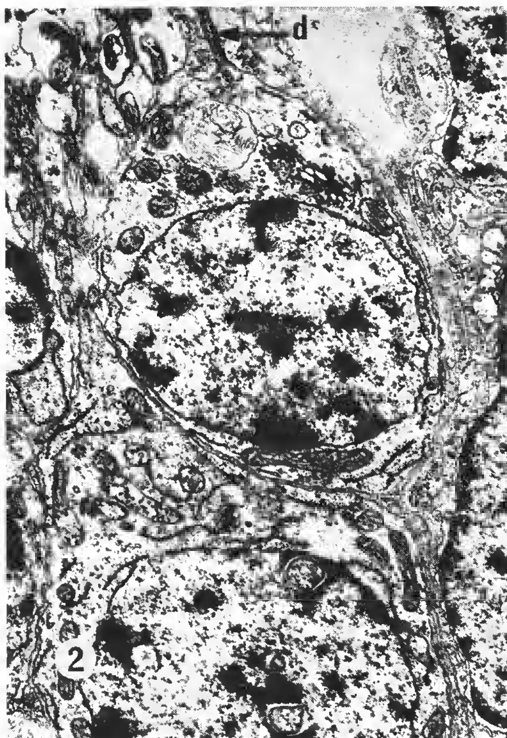
Un aesthetasc contient de nombreux prolongements sensoriels émanant de cellules situées dans le corps de l'antennule, assez loin de la base de l'aesthetasc. Il possède ainsi un axe sensoriel, relativement long, présentant plusieurs parties se succédant d'abord dans l'antennule puis dans l'aesthetasc. Cet axe sensoriel est entouré dans sa partie moyenne par un fourreau constitué de plusieurs cellules.

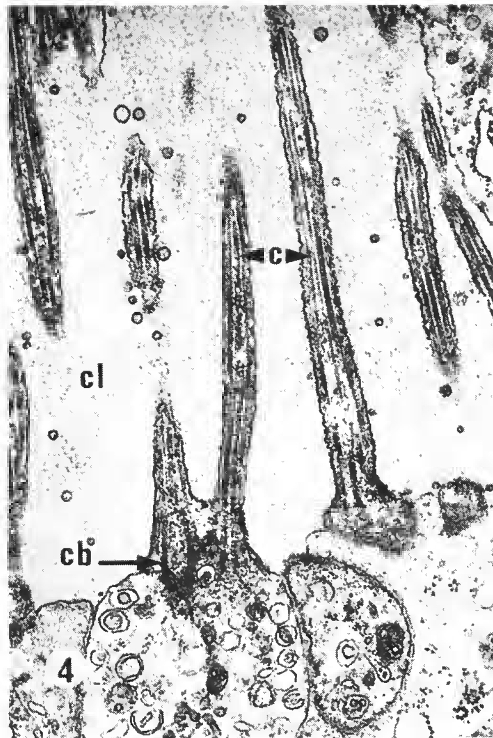
I. — Étude des parois d'un aesthetasc

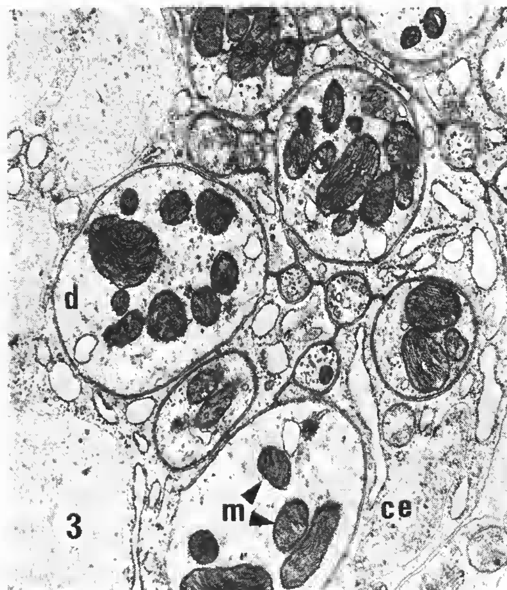
Chaque aesthetasc présente à sa jonction avec l'article antennulaire une cuticule amincie, légèrement invaginée sur tout son pourtour (fig. 7). Dans la partie basale de l'aesthetasc la cuticule montre d'abord un bourrelet basal interne puis une épaisseur uniforme de 0,2 µm environ. Dans la partie élargie de l'aesthetasc (fig. 9) elle devient d'une extrême minceur de l'ordre de 70 A°. A l'extrémité de l'aesthetasc (fig. 10) la cuticule limite latéralement la substance réfringente observée en microscopie photonique ; elle apparaît à ce niveau formée de 3 couches nettes : 1 couche claire entre 2 couches denses aux électrons. La cuticule s'interrompt brusquement et ne recouvre pas l'extrémité de la substance réfringente. Elle présente donc un pore et l'aesthetasc est ainsi ouvert sur le milieu extérieur ; ce pore est cependant obturé par une substance fibrillaire, dense aux électrons, formant une sorte de bouchon de 4 µm de diamètre et 1 µm de hauteur.

II. — Étude de l'axe sensoriel

Il est constitué d'une trentaine de cellules toutes identiques qui, au-delà du péricaryone, donnent chacune un long prolongement dendritique se différenciant en 2 cils, lesquels se terminent dans l'aesthetasc. Les différentes parties de ces cellules sensorielles sont étudiées successivement.







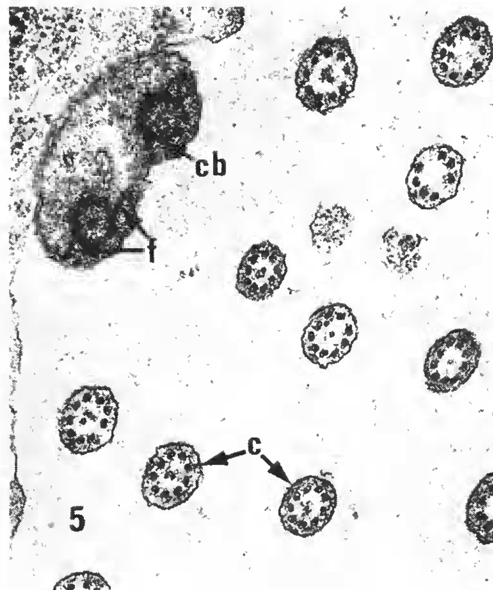


Fig. 2. — Péricaryones des cellules sensorielles. d, dendrite. × 9500.
Fig. 3 — Région à mitochondries du prolongement dendritique en section transversale ; ce, cellule enveloppe ; d, dendrite ; m, mitochondrie. × 16200.
Fig. 4. Région des structures ciliaires ; c, cil ; cb, corps basal ; cl, cavité lymphatique. × 24000.
Fig. 5. — Section transversale coupant les 2 centrioles d'un prolongement dendritique et des cils dans leur région basale. c, cil ; cb, corps basal ; f, fibrilles de transition. × 32400.

1. **Corps cellulaires**

Ils forment un cordon presque continu, parallèle à l'exopodite, légèrement déporté du côté des aesthetases par rapport à l'axe médian de l'appendice. Des cellules gliales, beaucoup moins nombreuses que les péricaryones se trouvent à ce niveau ; ces cellules, à noyau généralement très allongé, ont un cytoplasme riche en corps de Golgi ; elles forment de longs bras cytoplasmiques qui bordent les cellules nerveuses. Des prolongements nerveux, groupés en général par paquets, sont également observables à la périphérie du cordon cellulaire.

Les corps cellulaires sont en continuité par leur pôle basal avec un axone provenant de la région proximale de l'exopodite et donnent naissance, à leur pôle distal, à un dendrite long et mince. Ce sont donc des neurones bipolaires (fig. 2).

Le corps cellulaire subsphérique, de 4 à 5 μm de diamètre, renferme un noyau volumineux, sphérique de 3 à 4 μm de diamètre. La chromatine y est distribuée en grosses mottes surtout pariétales. Le cytoplasme est peu volumineux. Il contient des mitochondries assez nombreuses, parfois allongées ; leur matrice est dense aux électrons. On y observe aussi quelques corps de Golgi. L'ergastoplasme est présent sous la forme de cysternes très aplaties étendues et isolées. Elles possèdent de très nombreux ribosomes ce qui leur confère une teinte sombre. Les ribosomes libres sont également très abondants.

2. **Prolongements dendritiques**

De chaque corps cellulaire part un prolongement dendritique très long qui présente 4 régions successives bien différenciées.

a — *Région proximale*

Dans cette portion le dendrite, subrectiligne, a un diamètre variant de 0,17 à 0,3 μm et contient des microtubules. L'ensemble des dendrites forme un faisceau lâche baignant dans le sinus sanguin.

b — *Région à mitochondries* (fig. 3)

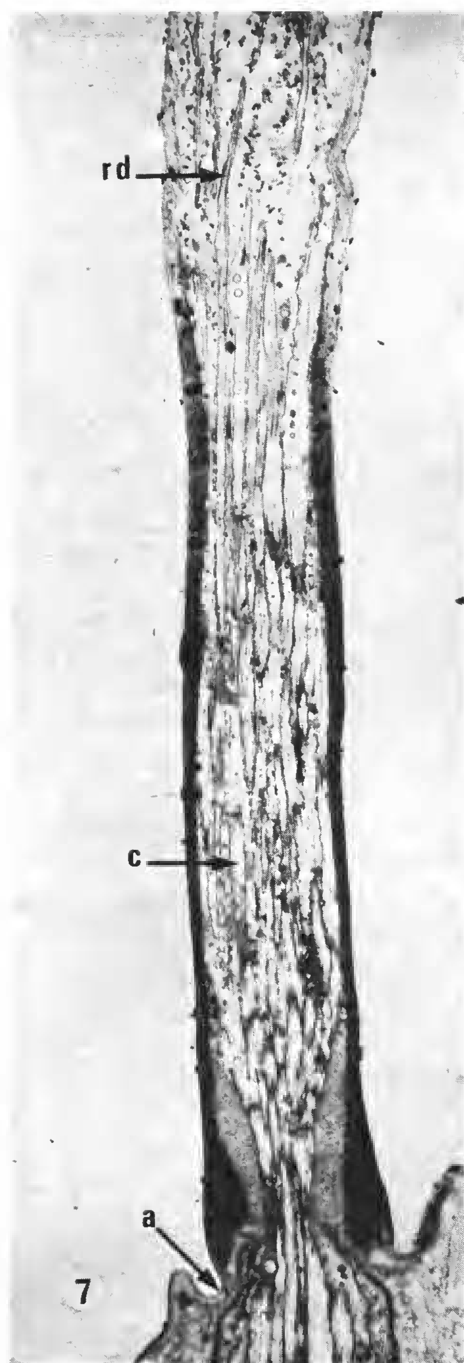
A peu près au même niveau, le diamètre des dendrites s'élargit brusquement et atteint de 0,85 à 2,5 μm ; cette région est caractérisée par la présence de nombreuses mitochondries globuleuses, à matrice dense aux électrons. Dans la partie basale de cette région les dendrites baignent dans le sinus sanguin, dans la partie haute ils sont entourés étroitement par 2 cellules enveloppes.

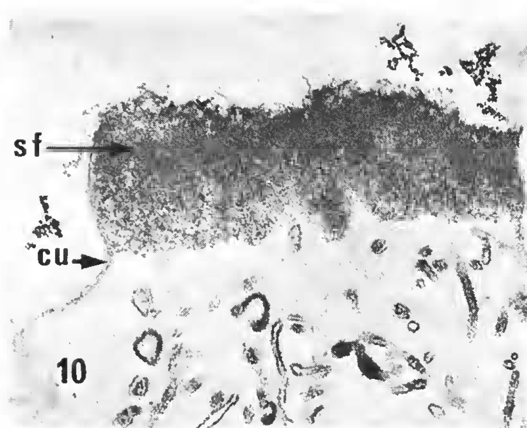
c — *Région ciliaire* (fig. 4-6)

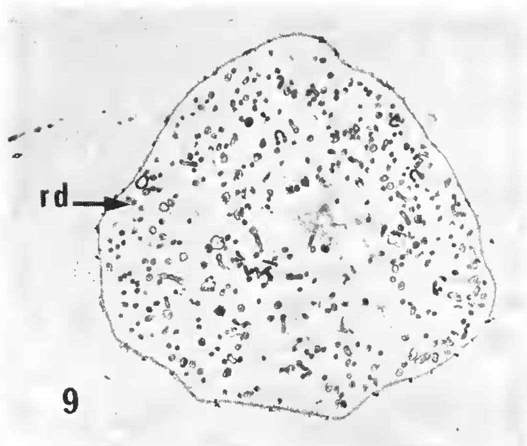
Dans cette région le diamètre des dendrites est un peu plus petit que dans la région précédente. On y observe quelques rares mitochondries de petite taille, de très nombreuses vacuoles à contenu hétérogène, des microtubules, et dans la partie distale, 2 centrioles.



Fig. 6. — Section longitudinale intéressant la région ciliaire et les cils au début du fourreau cellulaire ; c, cil ; cb, corps basal ; ce 1, 1re cellule enveloppe ; ce 2, deuxième cellule enveloppe ; cl, cavité lymphatique ; r, renflement d'un cil ; ra, racine ciliaire. × 10900.







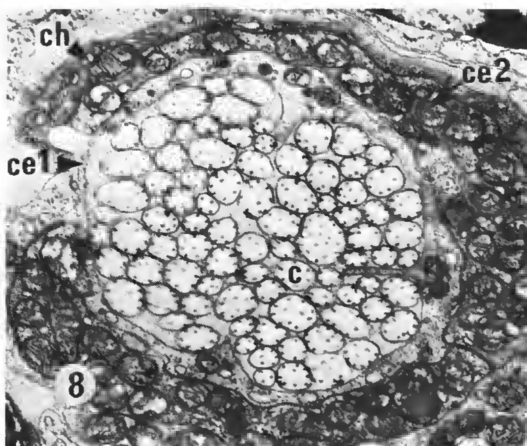


Fig. 7. — Coupe longitudinale dans la partie basale d'un aesthetasc.
a, articulation ; c, cil ; rd, ramifications des cils. × 8900.

Fig. 8. — Coupe transversale de l'axe sensoriel avant sa sortie de l'antennule.
c, cil, ce 1, première cellule enveloppe ; ce 2, deuxième cellule enveloppe ; ch, cellule hypodermique. × 24000.

Fig. 9. — Section transversale au niveau de la partie élargie d'un aesthetasc.
rd, ramifications de cil. × 10300.

Fig. 10. — Coupe longitudinale à l'extrémité d'un aesthetasc ;
cu, cuticule ; sf, substance fibrillaire. × 14700.

Chacun de ceux-ci se prolonge vers la base par une racine ciliaire à striation dont la périodicité est de 600 A°. Les 2 racines ciliaires, atteignant environ 2 µm de long, convergent vers la base de cette région.

Du côté apical, chaque centriole se prolonge par un cil ; les fibrilles de transition disposées en un disque forment 9 faisceaux rayonnants particulièrement nets, tangentiels à la partie supérieure du centriole.

d — *Cils*

Chacun des 30 prolongements dendritiques ayant donné naissance à 2 cils, une soixantaine de cils apparaissent, d'abord répartis isolément dans la cavité lymphatique limitée par les cellules enveloppes (fig. 6) puis étroitement enserrés par ces dernières.

Dans la cavité lymphatique, les cils ont un diamètre à peu près constant de 0,25 µm ; dans leur partie tout à fait basale (fig. 5) ils présentent un axonème classique du type 9 + 2 ; les 2 tubules centraux disparaissent rapidement, la répartition des doublets devient quelconque puis les microtubules se dissocient.

Les cils pénètrent dans l'aesthetase et dans la partie élargie de celui-ci, ils se dilatent puis se subdivisent en fins prolongements de 700 A° de diamètre. On compte plus de 300 de ces prolongements qui contiennent chacun un seul microtubule ou 2 microtubules accolés (fig. 9). Certains prolongements atteignent l'extrémité distale de l'aesthetase mais aucun n'a été observé pénétrant dans la substance fibrillaire qui en obture le pore distal.

III. — Étude des enveloppes cellulaires

Elles débutent au niveau de la région à mitochondries et se terminent dans la partie tout à fait basale de l'aesthetase.

1. **Première enveloppe cellulaire**

Au niveau de la région à mitochondries et de la région ciliaire elle est constituée de 2 cellules accolées sur une de leurs faces. Chacune de ces cellules enveloppe la moitié du contingent des prolongements dendritiques. Chacune en effet présente une invagination de géographie complexe dont la cavité devient virtuelle et dont les parois se moulent sur les dendrites et les séparent complètement les uns des autres. Des jonctions septées, courtes, apparaissent entre les parois opposées de l'invagination de part et d'autre de chaque dendrite (fig. 3). Par ailleurs, les 2 lèvres de l'invagination de cette cellule sont soudées selon une jonction, septée par endroits, qui rejoint la face d'accolement des deux cellules enveloppes.

A la base des cils, ces 2 cellules, qui ne sont plus accolées en leur partie centrale, ménagent la cavité lymphatique (fig. 6) ; au-delà elles sont creusées en gouttière (fig. 8) et se font vis-à-vis réalisant ainsi une gaine cytoplasmique à paroi mince (de l'ordre d'un demi-micron), autour des cils et jusqu'à 4 à 5 microns après leur pénétration dans l'aesthetase.

La partie basale de ces 2 cellules renferme le noyau, volumineux, parfois échancré, renfermant une chromatine en très petites mottes éparses.

Le cytoplasme contient un réticulum granulaire abondant sous la forme de cysternes en général courtes. Il existe également quelques petites mitochondries, des corps de Golgi également petits, quelques corps multivésiculaires et de grandes vacuoles renfermant un matériel granulaire, peut-être de nature sécrétoire. Dans la gaine cytoplasmique, on observe de rares mitochondries, de petites vacuoles et de nombreux microfilaments parallèles au grand axe des cellules.

2. **Deuxième enveloppe cellulaire**

Elle double extérieurement la première depuis son rétrécissement jusqu'à la base de l'aesthetase. Elle est également constituée de 2 cellules creusées en gouttière disposées autour des précédentes (fig. 8). Le noyau, situé dans la partie proximale de la cellule, est assez petit et ovoïde. Le cytoplasme renferme en petit nombre des mitochondries très allongées, un ergastoplasme relativement développé, de nombreux ribosomes libres et des microfilaments.

3. **Cellules hypodermiques**

Dans leur partie sous-cuticulaire, les 2 enveloppes cellulaires précédentes sont entourées de cellules hypodermiques disposées en 3 couches concentriques, chacune formée de 2 cellules. Elles sont riches en mitochondries globuleuses.

Discussion

Les caractères ultrastructuraux présentés par les aesthetases d'*A. juberthiei*, joints à la pénétration de ces organes par le violet cristal, permettent de penser qu'il s'agit de chémorécepteurs. En effet, ils présentent les mêmes caractères que d'autres chémorécepteurs déjà décrits : ils sont pourvus de neurones bipolaires donnant naissance à des cils, et de cellules enveloppes ; les cils se terminent dans la cavité de l'aesthetase dont la paroi fine est perméable au violet cristal.

En ce qui concerne le nombre des neurones de chaque aesthetase, chez *A. juberthiei*, Mysidacé de petite taille (de 4 à 5 mm), on en compte une trentaine, soit environ deux fois plus que chez les Ostracodes Cyprididae (Andersson, 1975) mais beaucoup moins que chez les grands Crustacés tels que *Pagurus hirsutiusculus* où Ghiradella *et al.* (1968) en dénombre 400 en moyenne.

Chez *A. juberthiei* les cils naissent profondément dans l'antennule. Cette position des corps basaux très enfoncés dans l'appendice a été observée chez les Ostracodes (Andersson) chez des Pagures terrestres du genre *Coenobita* (Ghiradella *et al.*) et chez *Paragrapsus gaimardii* (Snow). En revanche chez d'autres espèces (*Pagurus hirsutiusculus*, *Panulirus interruptus*, *Cancer antennarius* et *C. productus*) les corps basaux sont situés dans l'aesthetase. Ces observations ont conduit les auteurs à émettre l'hypothèse d'une position enfoncée des corps basaux, liée à la vie terrestre donc à une défense contre la dessication (Ghira-

DELLA *et al.*, 1968), ou à l'hypothèse d'une relation entre la position enfoncée des corps basaux et le nombre plus important de stress subis par les animaux vivant dans le milieu terrestre et le milieu littoral (SNOW, 1973).

Quant à la structure des cils dans leur partie basale elle est du type 9 + 0 d'après SNOW et également d'après LAVERACK *et al.* ; GHIRADELLA *et al.* observent quelquefois un tubule central ; chez *A. juberthiei* il semble que le type 9 + 2 soit présent sur une faible longueur.

Dans les aesthetascs, exceptés ceux des Ostracodes (ANDERSSON) et ceux de *Panulirus argus* (LAVERACK *et al.*), on observe une ramification des cils en fins prolongements comme chez *Antromysis*. Chez ce dernier les prolongements gagnent en majorité l'extrémité distale de l'aesthetasc, observation qui s'accorde avec celles qui ont été faites chez d'autres espèces.

L'axe sensoriel de chaque aesthetasc est entouré par des cellules enveloppes dans sa région moyenne. Ces cellules ménagent une cavité lymphatique qui se continue par un double fourreau cellulaire appliqué autour de l'ensemble des cils. La disposition ainsi observée n'est pas identique à celle des autres Crustacés. En effet chez ces derniers le fourreau n'est formé que d'une seule cellule.

Notons en ce qui concerne l'aesthetasc que sa cuticule est interrompue à l'extrémité et que le pore ainsi formé est obstrué par une substance fibrillaire assez comparable à celle observée chez les Ostracodes (ANDERSSON) et chez les Amphipodes Talitridés (DAHL). Il semble que la paroi cuticulaire de l'aesthetasc soit traversée par les petites molécules du violet cristal. Ce colorant se fixe de façon intense sur la substance fibrillaire du pore qui doit aussi le laisser pénétrer. Il y a ainsi 2 voies de pénétration du colorant et on peut supposer qu'elles constituent 2 filtres de perméabilités différentes, le pore terminal pouvant laisser passer les grosses molécules.

AUTEURS CITÉS

ANDERSSON, A., 1975. — The ultrastructure of the presumed chemoreceptor Aesthetasc « Y » of a cypridid Ostracode. *Zool. Scripta*, **4** : 151-158.

BACESCO et ORGHIDAN. — Résultats des expéditions biospéléologiques cubano-roumaines à Cuba. T. II (*sous presse*).

CHAIGNEAU, J., et L. JUBERTHIE-JUPEAU, 1975*a*. — Ultrastructure de l'organe de Bellonci d'un Crustacé Décapode Natantia vivant dans le milieu souterrain. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **280** : 1131-1134.

DAHL, E., 1973*a*. — Presumed chemosensory hairs in Talitrid amphipods (Crustacea). *Entomologica scand.*, **4** : 171-180.

— 1973*b*. — Antennal sensory hairs in Talitrid amphipods (Crustacea). *Acta zool., Stockh.*, **54** : 161-171.

DANIELOPOL, D. L., 1971. — Sur la structure des aesthetascs de l'antenne de quelques Cyprididae (Crustacea, Ostracoda, Podocopida). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D **272** : 596-599.

ELOFSSON, R., 1971. — The ultrastructure of a chemoreceptor organ in the head of Copepod crustaceans. *Acta zool., Stockl.*, **52** : 299-315.

Ghiradella, H., J. F. Case, and J. Cronshaw, 1968*a*. — Structure of the aesthetascs in selected marine and terrestrial Decapods : chemoreceptor morphology and environment. *Ann. Zool.*, **8** : 603-691.

Ghiradella, H., J. F. Case, and J. Cronshaw, 1968*b*. — Fine structure of the aesthetasc hairs of *Coenobita compressus* Edwards. *J. Morph.*, **124** : 361-386.

Ghiradella, H., J. Cronshaw, and J. F. Case, 1970. — Surface of the cuticle on the aesthetascs of Cancer. *Protoplasma*, **69** : 145-150.

Hodgson, E. S., 1958. — Electrophysiological studies of Arthropod chemoreception. I. Chemoreceptors of terrestrial and fresh water Arthropods. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, **115** : 114-125.

Juberthie-Jupeau, L., et J. Chaigneau, 1975*b*. — Les phacosomes de l'organe de Bellonci et leur genèse chez deux Atyidae (Crustacés, Décapodes). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **280** : 1873-1876.

Juberthie-Jupeau, L., et J. Chaigneau, 1976. — Ultrastructure des pores sensoriels d'un Crustacé Décapode microphthalme, vivant dans le milieu souterrain. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **283** : 963-966.

Juberthie-Jupeau, L., et Y. Crouau, 1977. — Ultrastructure des aesthetascs d'un Mysidacé souterrain anophthalme. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sous presse.

Laverack, M. S., 1964. — The antennular sense organs of *Panulirus argus. Comp. Biochem. Physiol.* **13** : 301-321.

Laverack, M. S., and D. J. Ardill, 1965. — The innervation of the aesthetasc hairs of *Panulirus argus. Quart. Jl. microsc. Sci.*, **106** : 45-60.

Mead, F., D. Gabouriaut, et G. Corbiere-Tichané, 1976. — Structure de l'organe sensoriel apical de l'antenne chez l'Isopode terrestre *Metoponorthus sexfasciatus* Buddle Lund (Crustacea, Isopoda). *Zoomorphol.*, **83** : 253-269.

Ong, J. E., 1969. — The fine structure of the mandibular receptors in the brackish water calanoid Copepod *Gladioferens pectinatus* (Brady). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **97** : 187-195.

Shepheard, P., 1974. — Chemoreception in the antennule of the Lobster, *Homarus americanus. Mar. Behav. Physiol.*, **2** :261-273.

Snow, P. J., 1973. — Ultrastructure of the aesthetasc hairs of the littoral Decapod *Paragrapsus gaimardii. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **117** : 489-502.

Manuscrit déposé le 18 avril 1977.